Mitt. Bayer. Staatsslg. Pal. hist. Geol. 1, 57—72. München, 15. März 1961

Spaltenfüllungen als Lagerstätten fossiler Landwirbeltiere

Von Richard Dehm, München

Mit 1 Abbildung

Zusammenfassung

Die hohe Zahl bisher bekannt gewordener fossilführender Spaltenfüllungen — mindestens 320 ergibt die Zählung — ermöglicht eine zusammenfassende Betrachtung. Nachdem die vermeintlich zahlreichen „Mischfaunen" auf ganz wenige eingeschränkt werden können, darf man die Vorstellung prägen, „daß in ein und derselben Spalte auch immer nur gleichaltrige Reste eingeschlossen sind". Werden die Spaltenfüllungen als Karstphänomene betrachtet, so werden ihre besonderen Merkmale, nämlich in Hochgebieten abgelagert, auf nur ganz geringe Grundfläche beschränkt, bei uneinheitlichem Gesteinscharakter, mit auf engstem Raum angereichertem Fossilinhalt, nicht stratifiziert, miteinander in Zusammenhang gebracht. Die Konzentration von Tierresten aus einem zeitlich und räumlich engen Bereich macht die Spaltenfaunen mit ihrer hohen Artenzahl und mit einer für populationsstatistische Untersuchungen ausreichenden großen Individuenzahl paläontologisch bedeutsam.

Inhalt

Einleitung

Aus einer längeren Beschäftigung mit fossilführenden Spaltenfüllungen des süddeutschen Jura haben sich einige Ergebnisse von allgemeiner Bedeutung gewinnen lassen, über die bei der Tagung der Deutschen Geologischen Gesellschaft und der Paläontologischen Gesellschaft in Osnabrück 1951 berichtet worden war (Dehm 1952, S. 101—102). Außerdem haben über ihre reichen Erfahrungen an Fossillagerstätten in Karsthohlformen F. Heller unter besonderer Berücksichtigung der Primatenfunde (1953, S. 16—78) und H. Zapfe unter besonderer Betonung des Verhaltens der Tiere gegenüber Karsthohlformen (1954, S. 1—59)

zusammenfassende Darstellungen gegeben. Bei der Fortsetzung der eigenen Untersuchungen an süddeutschen Spaltenfüllungen sind weitere Ergebnisse erzielt worden (S. 27—56).

Die Spaltenfüllungen zeichnen sich als Fossillagerstätten durch mehrere für die Paläontologie bedeutsame Umstände aus: Fossilreichtum in der sonst fossilarmen terrestrischen Region, kurze Dauer der Entstehungsvorgänge, Konzentration von Landwirbeltierresten auf engstem Raum. Im Folgenden sollen die bei unseren Begehungen gewonnenen Beobachtungen und Erfahrungen im Hinblick auf die allgemeine Bedeutung der fossilführenden Spaltenfüllungen dargestellt und ausgewertet werden.

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft in Bad Godesberg hat diese Untersuchungen durch Gewährung von Mitteln in entgegenkommender Weise gefördert, wofür ich auch hier meinen verbindlichen Dank zum Ausdruck bringe.

Bei den einzelnen Angaben zu den Fossilvorkommen in Spalten werden neben den veröffentlichten Materialien und den Literaturangaben auch unveröffentlichte Materialien der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München (Sammlung München) berücksichtigt.

A. Die Häufigkeit der fossilführenden Spaltenfüllungen

Der folgenden Zusammenstellung über die Häufigkeit und Verbreitung der fossilführenden Spaltenfüllungen liegen die erreichbaren Angaben in der Literatur und eigene Erhebungen in süddeutschen Sammlungen zugrunde. Diese Angaben und die zugehörigen Quellen hier im einzelnen zu belegen, würde über den Rahmen der jetzt vorgetragenen Gedanken und Beobachtungen an fossilführenden Spaltenfüllungen hinausgehen, da eine einfache Aufzählung ohne kritische Sichtung nicht möglich ist. Manche in- und ausländischen Vorkommen werden aus noch unveröffentlichten Aufsammlungen und aus weniger zugänglicher Literatur nachzutragen sein. Wenn hier für die jeweiligen Gebiete die Anzahl der fossilführenden Spaltenfüllungen aufgeführt wird, so kann es sich dabei nur um eine M i n d e s t z a h l handeln. Die älteren Angaben in den Sammlungen ebenso wie in der Literatur sind oft recht wenig präzise. Auch in der Sache selbst liegt eine Schwierigkeit; wenn mehrere Spalten untereinander in Verbindung zu stehen scheinen, kann man bei nicht besonders günstigen Aufschlußverhältnissen über die Selbständigkeit der einzelnen Spaltenfüllungen in Zweifel geraten.

			Mindestzahl
Perm:	Oklahoma, USA.		3
Rhät-Lias:	Mittel-England, Nordost-Frankreich		10
Tertiär:	Schwäbischer und südlicher Fränkischer Jura	96	
	Schweizer Jura	25	
	Französische Juragebiete (Quercy, Rhône)	16	
	Übriges Europa (Oberrhein, Walbeck, Neudorf, Polgardi, Odessa u. a.)	10	
	Außereuropa	4	151

Pleistocän:	Schwäbischer und südlicher Fränkischer Jura	20	
	Süddeutsches Muschelkalk-Gebiet	18	
	Übriges Deutschland	18	
	Europa, außer Deutschland (Österreich, Ungarn, Tschechoslowakei, Polen, Frankreich, England, Mittelmeer-Länder)	40	
	Außereuropa (Marokko, Algerien, Maskarenen, Südafrika, Palästina, Nord- und Südchina, Japan und seine Inseln, Ostaustralien, Nordamerika)	60	156
	Gesamt:		320

Von den aufgeführten 320 fossilführenden Spaltenfüllungen treffen 253, das sind 79%, auf Europa. Da die Spaltenfüllungen als oberflächennahe und infolge geringer Verfestigung besonders hinfällige Gebilde fast nur in künstlichen Aufschlüssen angetroffen werden, äußern sich in dem hohen Anteil Europas die genauere Kenntnis und die zahlreicheren künstlichen Aufschlüsse. Doch kommen in den Zahlen auch ursprüngliche Besonderheiten zum Ausdruck. So hat innerhalb der europäischen Werte für das Tertiär der süddeutsche Jura ein auffallendes Übergewicht von 96, das sind 65%; darin gibt sich seine Eigenart als langdauernde, von Wirbeltieren zeit- und fleckenweise belebte Karsthochfläche kund, wie sie in solchem Ausmaß und ähnlicher Mannigfaltigkeit kein anderes Gebiet der Erde darstellt.

B. Die stratigraphische Reichweite fossilführender Spaltenfüllungen im Schwäbischen und südlichen Fränkischen Jura

Über die Kenntnis der tertiären fossilführenden Spaltenfüllungen nicht nur des Schwäbischen und Fränkischen, sondern auch des Schweizer und des mittelfranzösischen Jura hatte sich seit ihrer Entdeckung und Bearbeitung im vorigen Jahrhundert wie ein Schleier die Meinung gelegt, es seien in ihnen häufig Tierreste aus verschiedenaltrigen Tertiärstufen vermischt, als hätten die Spalten lange Zeiträume hindurch offengestanden. Zwar haben sich gewichtige Stimmen gegen die Auffassung von einer Uneinheitlichkeit der Spaltenformen gewendet; aber es ist nicht zu verkennen, daß gewisse Vorbehalte auch heute noch unter den Wirbeltier-Paläontologen bestehen und eine allseitige Auswertung der Spaltenfaunen hemmen.

Durch Schlosser (1902), besonders aber durch Kiderlen (1931, S. 218 bis 222) ist eine Bereinigung der Mischfaunen herbeigeführt worden, welche durch eigene Untersuchungen hat fortgesetzt werden können. Das Ergebnis besteht darin, daß zwar unter gleichen Ortsnamen verschiedenaltrige Spaltenfüllungen aufgeführt worden sind, daß aber die Schlußfolgerung, diese verschiedenen Faunen seien in ein und derselben Spalte gefunden worden, in keinem Falle durch Beobachtungen an Ort und Stelle erhärtet ist. Im Gegenteil haben in mehreren Fällen die sehr verschiedenartigen Sedimentreste an den Zähnen und Knochen die Herkunft aus verschiedenen Spaltenfüllungen erwiesen.

Schlossers Monographie der süddeutschen Bohnerzfaunen (1902) hat wesentlich dazu beigetragen, daß bei späteren Funden sorgfältig aufgesammelt wurde. Seit 1902 sind bis heute im süddeutschen Jura mindestens 40 fossil-

führende, zum Teil außerordentlich individuen- und artenreiche tertiäre Spaltenfüllungen sowie einige pleistocäne bekannt geworden. Darunter befindet sich keine einzige unversehrte mit einer „Mischfauna"; das gleiche war auch an allen älteren Fundstellen der Fall, wo Fachkundige sorgsam aufgesammelt hatten. Für die Spaltenfaunen aus den Schweizer und französischen Juragebieten scheint das nämliche zu gelten; die neueren Aufsammlungen (Stehlin, Hürzeler; Depéret, Viret) haben ohne Ausnahme in derselben Spalte jeweils nur Formen gleichen geologischen Alters erbracht.

Nach den paläontologischen Befunden kann also kein Zweifel bestehen, daß die Füllung von Spalten nur ganz kurze Zeit gedauert haben kann, welche einen geologisch kurzen Zeitraum nicht überschritten hat. Wo besonders reiche und charakterisierbare Faunen vorliegen, dort kann das Alter ganz eingeengt werden. Die Fauna von Wintershof-West bei Eichstätt kann nicht nur als Mittelmiocän, sondern viel näher als älteres Burdigalium eingegrenzt werden. Die kaum weniger reiche Fauna von Gaimersheim bei Ingolstadt trägt die Merkmale eines engen Abschnitts aus dem älteren Chattium. Nicht Faunengemische aus verschiedenen Perioden, im Gegenteil, zeitlich eng begrenzte Ausschnitte werden durch Spaltenfaunen dokumentiert (vgl. S. 68—70).

Auch der Überblick über die karstbedingten Eigenarten fossilreicher Spaltenfüllungen weist in die gleiche Richtung; die geologische Situation legt uns in mehrfacher Hinsicht nahe, für die Entstehung von Spaltenfüllungen nur verhältnismäßig kurze Zeiträume anzunehmen. Ist einmal aus einer Karstwanne das mit Fossilresten durchsetzte Verwitterungsmaterial in eine oberflächennahe Kluft eingeflossen, dann wird durch das meist sehr lehmhaltige Sediment gerade diese Stelle abgedichtet und vor weiterer Verkarstung geschützt, mögen sich auch Lösungs- und Füllungsvorgänge in unmittelbarer Nachbarschaft weiterhin abspielen. Nach solchen Vorstellungen, wie sie aus der heutigen, vermehrten Kenntnis der Karstvorgänge erwachsen, ist es unwahrscheinlich, daß sich in ein und derselben Spalte mehrere verschiedene Faunen vermischen. Da die Sedimentmengen von Spaltenfüllungen im Vergleich zu denjenigen stratifizierter Ablagerungen minimal sind, so braucht für die Dauer ihrer Ansammlung und des Füllungsvorganges eine geologisch nennenswerte Zeit nicht angesetzt zu werden.

Nur dort, wo es infolge späterer Wiederbelebung der Verkarstung zu einer umfänglichen Auflösung des spaltenbildenden Gesteins kommt, können auch Spaltenfüllungen in Mitleidenschaft gezogen, umgelagert und vermischt werden.

Zapfe (1954, S. 5) hat auf diese Möglichkeit hingewiesen. An einigen Stellen habe ich ähnliche Beobachtungen gemacht. Bei Westerstetten (Dehm 1935, S. 56 bis 57) waren in einer mächtigen Kluftfüllung pleistocänen Lehmes auch „einige Kubikmeter geschlossener Partien von Bohnerzton" eingebettet; der Bohnerzton enthielt unteroligocäne Säugerreste, der Diluviallehm umgelagerte miocäne Marinfossilien. Wenn verschiedenaltrige Spaltenfüllungen nahe beisammen auftreten, können sich einzelne Zähnchen der älteren Füllung in den Schlämmrückständen der jüngeren finden. So waren in der sonst einheitlichen oberoligocänen Spaltenfüllung von Weißenburg in Bayern (S. 32) einige Zahnreste von Pseudosciuriden, die ihr Häufigkeitsmaximum im Unter-Oligocän erlangten und vielleicht eben noch ins Mittel-Oligocän hineinreichten, enthalten; im gleichen Steinbruch, in 30 bis 50 Meter Entfernung von der oberoligocänen Füllung, waren zwei unteroligocäne mit reichlich *Pseudosciurus suevicus* und *Suevosciurus fraasi* er-

schlossen gewesen, die sich zum Teil auch in erweiterte Schichtfugen hinein fortgesetzt hatten. Es ist leicht vorstellbar, daß sich zur Zeit der Entstehung der oberoligocänen Füllung vereinzelte ältere Objekte auf zweiter Lagerstätte mit den jüngeren mischten. An der Grafenmühle bei Pappenheim (S. 34) waren ebenfalls im gleichen Steinbruch zwei verschiedenaltrige Spaltenfüllungen angetroffen worden; die jüngere, aquitane, lieferte im Schlämmrückstand einen halben *Pseudosciurus*-Zahn, vermutlich umgelagert aus der älteren Füllung. Es wäre sicher verfehlt, aus diesen Vorkommen etwa auf eine längere Lebensdauer der Pseudosciuriden, bis ins Ober-Oligocän oder Unter-Miocän, zu schließen; denn in keiner der reichen oberoligocänen Füllungen, die sich weit entfernt von unteroligocänen befanden, wie Gunzenheim, Gussenstadt, Burgmagerbein, Gaimersheim, ist *Pseudosciurus* aufgetaucht.

Wenn also in ein und derselben Spaltenfüllung neben einer jüngeren Hauptfauna auch vereinzelte Reste einer älteren Fauna zum Vorschein kommen, dann darf man vermuten, daß in der Nähe reiche ältere Spaltenfüllungen vorhanden waren oder noch vorhanden sind. Ferner lehren die über mehr als zwei Jahrzehnte laufend beobachteten Vorkommen in den Steinbrüchen von Weißenburg in Bayern und von der Grafenmühle bei Pappenheim, daß in nächster Nähe, auf eine Entfernung von 30 bis 50 Meter, vielleicht sogar weniger, verschiedenaltrige Kluftfüllungen auftreten. Daß sich bei einer solchen Nähe vereinzelte Reste der älteren Faunen auf zweiter Lagerstätte in den jüngeren Ablagerungen finden, nimmt nicht wunder; von einer „Mischfauna“ sollte man dabei aber nicht sprechen.

So darf man sich — mit der aus dem vorigen Abschnitt folgenden, geringen Einschränkung — der Auffassung von Schlosser anschließen, die er nach längerer weiterer Beschäftigung mit Spaltenfunden gewonnen hatte (1923, S. 666): „Die Bohnerzfaunen galten früher vielfach als eine Mischung von Säugetierzähnen aus den verschiedensten Stufen des Tertiärs, da ja auch wirklich von ein und derselben Lokalität die verschiedensten Tierreste durcheinandergemengt vorlagen. Allein dies beruhte darauf, daß nur ausnahmsweise Sachverständige die Aufsammlungen überwacht und die Reste nach ihrem Erhaltungszustand und ihrer Herkunft aus den einzelnen Spalten geschieden hatten. Genauere Sichtung des Materials ermöglichte sowohl für die süddeutschen als auch für die Schweizer Bohnerze eine sehr exakte Unterscheidung der verschiedenen Faunen, so daß wir wohl behaupten dürfen, daß in ein und derselben Spalte auch immer nur gleichaltrige Reste eingeschlossen sind.“

C. Spaltenfaunen als Karstphänomene

Die Hauptmasse der Sedimente bilden Ablagerungen des stehenden und fließenden Wassers (Abb. 1 b); ihre Merkmale sind:

1. in Tiefengebieten abgelagert;
2. regional über Hunderte von Quadratkilometern ausgedehnt;
3. Gesteinscharakter und Mächtigkeit gleichmäßig, wenig bzw. allmählich abändernd;
4. Fossilinhalt vorwiegend flächenhaft und mehr oder weniger gleichmäßig verteilt;
5. „stratifiziert“, d. i. im Schichtverband.

Zu allen diesen Merkmalen dieser gewöhnlichen Sedimente (1.—5.) stellen sich die Spaltenfüllungen in scharfen Gegensatz: 1*—5* (Abb. 1 a). Abgesehen

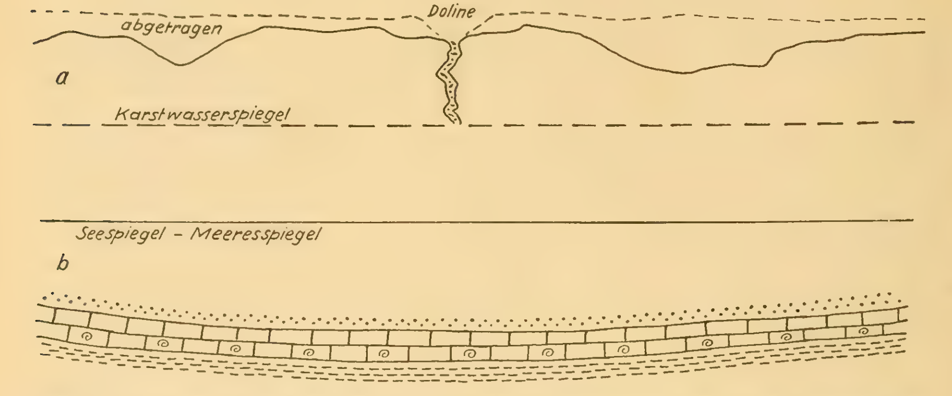


Abb. 1: Vergleich der Spaltenfüllung (a) mit dem in Wasserbecken gebildeten Sediment (b):

Bildungsort:	a) Hochgebiet	b) Tiefengebiet
Ausdehnung:	ganz lokal	regional
Gestein:	ungleichmäßig	gleichmäßig
Fossilinhalt:	konzentriert	verteilt
Schichtverband:	nicht stratifiziert	stratifiziert

von den wenigen Fällen tektonischer und Sonderungs-Klüfte sind die Spaltenfüllungen an hochverkarstungsfähiges Gestein, Kalkstein, Dolomit, Gips, gebunden. Aus solcher Karstbedingtheit werden auch ihre Eigenarten als Fossillagerstätten verständlich.

1*) Karstflächen, die Bildungsregion für Spaltenfüllungen, sind relativ zu ihrer Umgebung H o c h g e b i e t e ; insbesondere liegen sie über dem Grundwasser bzw. Karstwasserspiegel. Solche bevorzugten Hochgebiete sind vor allem die für die tertiären Spaltenfüllungen klassischen Gebiete von West- und Mitteleuropa: der Schweizer Jura, der Französische Jura am Südwestrand des Französischen Zentralplateaus und der Schwäbisch-Fränkische Jura; ferner zählen hierher die Muschelkalkgebiete von Mittel- und Süddeutschland, Kalkgebiete am Rand der ungarischen Tiefebene, paläozoische Kalkgebiete in England, Nordamerika, Ostaustralien und China. Innerhalb dieser Hochgebiete muß aus mehreren Gründen gerade für die fossilreichen Füllungen von Karsthohlformen eine recht oberflächennahe Entstehung angenommen werden. Einmal befindet sich die überwiegende Zahl der bekannten Füllungen des süddeutschen Jura in höchstens 10 bis 12 Meter Tiefe unter der heutigen Oberfläche. Die meisten Spaltenfüllungen, bei denen die Fundtiefe bekannt geworden ist, befanden sich nicht tiefer als 8 Meter unter der heutigen Oberfläche. Es sind zu ihrer Entstehung auch keine umfangreichen Höhlenräume, wie sie die Lagerstätten der pleistocänen fossilreichen Höhlenablagerungen darstellen, zu postulieren; denn es fällt auf, wie selten Kalkspat-Sinter- und -Tropfsteinbildungen zusammen mit tertiären Spaltenfossilien gefunden werden (Frohnstetten, Gunzenheim, ob noch andere?). Ob etwa seit der Entstehung einer heute oberflächennahen Füllung

ein ansehnliches Gesteinspaket darüber abgetragen worden ist, läßt sich im einzelnen Fall nachprüfen; im Spaltenlehm finden sich nämlich in der Regel auch Stücke des die Wand bildenden Gesteins. In keinem Fall hat sich bisher Gestein einer höheren Zone — es sei denn als angewittertes Restgestein einer bereits erniedrigten Landoberfläche — in fossilführenden Spalten beobachten lassen. Auch die Erwägung, daß bei Einsturz oder Einschwemmung in große Tiefe die Knochenreste stark zerstreut und wohl zerstört würden, spricht für oberflächennahe Entstehung der fossilreichen Vorkommen. Daß sich da und dort einzelne Fossilreste auch in größerer Tiefe finden, braucht dem nicht zu widersprechen.

Solche Hochgebiete sind mitsamt ihren oberflächennah gebildeten Spaltenfüllungen gegenüber späteren geologischen Vorgängen stark e x p o n i e r t. Sie bleiben daher nur erhalten, wenn sie der Erosion möglichst rasch entzogen werden: durch unmittelbare Bedeckung mit transgredierendem Sediment (mariner Lias über rhätoliassischen Spalten im Karbon von Mittelengland, Molasse über alttertiären Spalten im Schweizer Jura, marines Miocän über miocänen Spalten in der Trias von Neudorf a. d. March), durch tektonische Tieferlegung (Muschelkalk mit der paläocänen Spaltenfüllung von Walbeck), durch lange Zeit gleichmäßig flächenhaft tiefliegenden Karstwasserspiegel bei geringster Oberflächenerniedrigung (Schwäbischer und Fränkischer Jura mit alttertiären bis pleistocänen Spalten).

Auf den Hochflächen kann das E i n z u g s g e b i e t der durch Rinnsale herbeigeführten tierischen und pflanzlichen Hartteile nur ganz gering sein; der Herkunftsbereich der Wirbeltierreste in Spaltenfüllungen wird also viel mehr davon bestimmt, wie weit Raubtiere und Raubvögel ihre Beute herangetragen haben, als von Flußsystemen.

2*) Spaltenfüllungen nehmen in der Regel n u r g a n z g e r i n g e G r u n d f l ä c h e, oft weniger als einen Quadratmeter, ein; auf der geologischen Karte wären sie punktförmige Vorkommen. Längs- und Querschnitt des Füllungshohlraumes werden von Lösungsformen der Karstsickerwässer, seltener von Auswaschungsformen fließender Karstgerinne bestimmt; bei ersteren herrscht durchwegs die Form vertikaler Spalten, Röhren, Trichter und Schächte, während bei den letzteren auch horizontale Verlängerungen, etwa in Schichtfugen hinein, vorkommen. Es wäre aber verfehlt, den Begriff Spaltenfüllung ganz eng zu fassen. Auch die Füllung von relativ weiten Karsthohlformen, wie sie der Grund von Dolinen und Ponoren oder Karstwannen darstellen, gehört natürlicherweise hierher. Mit HELLER (1953, S. 23—26) könnte man sogar die indirekten Karstfolgen der Fossiltrichter im eocänen Braunkohlenfeld des Geiseltales bei Halle aufführen.

3*) Entsprechend den ganz lokal bestimmten Bedingungen an der Entstehungsstelle einer Karsthohlform ist der G e s t e i n s c h a r a k t e r der Füllung m e i s t s e h r u n e i n h e i t l i c h; er wechselt von Spalte zu Spalte und auch innerhalb derselben Spalte. Terrestrische Verwitterungsstoffe, wie grünliche, gelbliche, rote und braune Lehme, Bohnerze als Zeugen fossiler tropischer und subtropischer Böden, sind in den Spalten unversehrt erhalten geblieben. Hinsichtlich der Lagerung lassen sich zwei Fälle unterscheiden. Deutliche Schichtung einer fossilreichen Füllung kennt man im süddeutschen Jura bisher anscheinend nur von der alttertiären Spalte von Frohnstetten, wo sich die Fossilreste in

mehreren voneinander durch fossilfreie Lagen getrennten Schichten befanden (KIDERLEN 1931, S. 225, Abb. 1); da die Fauna aus den verschiedenen Lagen von Frohnstetten ganz einheitlich war, tiefunteroligocän (bisher als obereocän bezeichnet, vgl. DEHM 1950, S. 199), kann die Füllung höchstens die Zeit einer geologischen Teilstufe beansprucht haben.

Die von mir beobachteten fossilreichen Spaltenfüllungen zeigen höchstens darin eine Andeutung von Schichtung, daß der Fossilinhalt auf eine Lage, Linse oder Schmitze von wenigen Zentimetern Mächtigkeit einer im übrigen gleichartigen Füllung beschränkt war (Unter-Oligocän von Weidenstetten, Mittel-Oligocän von Bernloch, Mittel-Miocän von Schnaitheim). Die mehrmals beobachtete schlierige Struktur (besonders Mittel-Miocän von Wintershof-West bei Eichstätt, auch Ober-Oligocän von Gaimersheim bei Ingolstadt und Mittel-Oligocän von Ehingen) weist auf Fließbewegung der Füllung im ganzen, also eher auf einen einmaligen Vorgang hin. Man wird dabei an Geschehnisse denken, wie sie sich abspielen, wenn sich in verstopften Dolinen und Ponoren eine Zeitlang oberflächlicher Schutt angesammelt hat und sich bei plötzlichem Durchbruch als Schlammstrom oder bei langsamerem Einfließen als Gekrieche in die Karsthohlräume ergießt (vgl. z. B. BRUNNER 1933, S. 305). Mitgeführte Wirbeltierreste werden dabei, selbst wenn sie in der Doline noch als zusammenhängende Skelette gelegen haben, zerrissen und durcheinandergemengt. So kommt es, daß zwar oft auch ganz zarte Knochen erhalten sind, aber sehr viel seltener zusammenhängende Skelette. Der Überlieferung mehr oder weniger vollständiger Skelette in Karsthohlformen der Vergangenheit und Gegenwart ist ZAPFE (1954, S. 11 ff.) des näheren nachgegangen und hat eine größere Anzahl rezenter und pleistocäner Fälle und ganz weniger tertiärer miteinander vergleichen können.

4*) Auf engstem Raum a n g e r e i c h e r t findet sich in Spaltenfüllungen der Fossilinhalt, mehrfach nach Tausenden und Zehntausenden von Stücken zählend, in weniger als einem Kubikmeter Gestein. Mehrere karstbedingte Vorgänge dürften zu einer solchen Konzentrierung zusammengewirkt haben. Einmal haben wasserführende Vertiefungen als Tränkstellen auf die Bewohner eines Trockengebietes, wie es Karsthochflächen in den warmen Klimazonen weithin darstellen, eine anziehende Wirkung ausgeübt und Tiere in größeren Scharen und regelmäßig angelockt, wie die Herden von Unpaarhufern und Paarhufern, die sich in den Mengen von *Palaeotherium, Diplobune* und *Caenotherium* in den oligocänen Spalten von Frohnstetten, Ulm, Quercy und Gaimersheim, von *Procervulus* in der miocänen Spalte von Wintershof-West kund tun. Wie aus den ungewöhnlichen Mengen von Raubtieren mancher Spalten hervorgeht (Mittel-Miocän von Wintershof-West mit 30 Arten, Ober-Miocän von La Grive Saint-Alban mit 35 Arten nach VIRET 1951) sind Räuber in besonderem Maße angelockt worden. Die hohe Zahl von Kleinwirbeltieren in tertiären Spaltenfüllungen darf wohl auf Gewölle von Raubvögeln zurückgeführt werden, welchen die karstbedingten, feuchten Geländeniederungen mit ihrem ganz lokalen Baumwuchs zugleich Horste, Rast- und Jagdplätze geboten haben.

Nur so werden die Massenvorkommen verständlich:

Paläocän von Walbeck	15 000 Fundstücke
Schweizer eocäne Bohnerze	viele Tausende Fundstücke
Unt. Oligocän von Frohnstetten	Hunderttausende, vielleicht über 1 Million Fundstücke

Phosphorite des Quercy	Hunderttausende Fundstücke
Ober-Oligocän von Gaimersheim	über 100 000 Fundstücke,
Mittel-Miocän von Wintershof-West	etwa 100 000 Fundstücke
Mittel-Miocän von Schnaitheim	einige tausend Fundstücke
Unter-Pliocän von Polgardi	über 8 000 Fundstücke.

5*) Spaltenfüllungen sind Fossil-Lagerstätten ohne Schichtverband, sie sind nicht „stratifiziert". Ihr geologisches Alter kann aus Hangendem und Liegendem höchstens in recht weiten Grenzen erschlossen werden. Einmal müssen sie natürlich jünger sein als das spaltenbildende Gestein; zum anderen sind sie älter als ein das Muttergestein mitsamt seinen Spalten oben abschließendes, transgredierendes Sediment, z. B. Oberkreide und Miocän über verkarstetem Jurakalk in Süddeutschland, Lias über Karbon in England u. a.

D. Die besondere Bedeutung von Spaltenfaunen für die Paläontologie

Die hohe Konzentration von Tierresten aus einem räumlich und zeitlich engen Bereich verleiht einer Reihe von Spaltenfaunen eine besondere Bedeutung für die Paläontologie. In der großen Zahl sowohl der Arten als auch der Individuen äußert sich die Stärke der anlockenden und konservierenden Faktoren. Das im Vergleich mit Spaltenfaunen eindrucksvollste Beispel solcher Anlockung und Konservierung auf engstem Raum liefert der Asphaltsumpf von Rancho La Brea in Kalifornien, wo mehr als 220 Tier- und Pflanzenarten (zusammengestellt nach Stock 1949) nachgewiesen werden konnten; nach Individuen gerechnet, befanden sich unter 4303 Vögeln nicht weniger als 2570 Tagraubvögel und unter 4264 Säugern sogar 3890 Raubtiere.

Eine besonders hohe Zahl der Arten haben die eocänen Bohnerze der Schweiz und die eocän-oligocänen Phosphorite des Quercy geliefert. Die Arten verteilen sich auf eine größere Anzahl von Einzelspalten, die nicht immer auseinander gehalten worden sind; die Hauptspalten von Egerkingen, Mormont und Obergösgen in der Schweiz dürften bis zu 80 Arten enthalten haben, ebenso diejenigen von Caylux, Escamps und Mouillac in Frankreich. Das Unterpliocän von Polgardi in Ungarn hat 47 Arten ergeben.

Im süddeutschen Jura hatte die Artenzahl bei Spaltenfaunen bis zu Schlosser's klassischer Arbeit über die Säugetiere der Bohnerze (1902) die Ziffer 26 nicht überschritten:

Unter-Oligocän von Frohnstetten 25, von Arnegg 24 (meist Landschnecken), vom Unteren Eselsberg bei Ulm 26, von Veringendorf 16; Unter-Pliocän von Salmendingen 22, von Melchingen 25. Die späteren Entdeckungen, bei denen auch auf die Kleinfauna und auf eine möglichst quantitative Gewinnung geachtet wurde, ließen die Artenzahlen ansteigen: Ober-Miocän von Attenfeld 31 (Schlosser 1916, S. 9—137), Unter-Miocän von Tomerdingen 33 (Seemann & Berckhemer 1930 mit späteren Ergänzungen), Ober-Oligocän von Gunzenheim 57 (Dehm 1935), Gaimersheim 71 (Dehm 1937 a, H. Freudenberg 1941 mit Ergänzungen), Mittel-Miocän von Wintershof-West über 90 (Dehm 1937 a, 1950 c, 1950 d und Ergänzungen), von Schnaitheim 27 (Dehm 1939 und Ergänzungen).

Die karstbedingten Besonderheiten bringen es mit sich, daß die Welt der mittelgroßen und kleinen Landtiere in großer Artenbreite mit häufigen, aber auch mit seltenen Gruppen in den Spaltenfaunen erscheint.

Die Überlieferung von Kleinwirbeltieren — angelockt von den Schlupfwinkeln eines oberflächlichen Karsttrichters oder eines Höhleneinganges und als Beutetiere von Tag- und Nachtraubvögeln zusammengetragen — war besonders günstig. Unter den Hamsterartigen werden *Cricetodon* im Oligocän von Quercy und von Bernloch und im Miocän von La Grive Saint-Alban, *Melissiodon* im Oligocän von Bernloch und im Miocän von Wintershof-West und Schnaitheim reichlich bezeugt. Unsere Kenntnis von *Theridomys* und *Archaeomys* ruht großenteils auf Spaltenfunden; Quercy und Gaimersheim stehen hier voran. *Eomys* findet sich in den Spalten von Gaimersheim, Tomerdingen, Wintershof-West und Schnaitheim reichlich. *Pseudosciurus* und sein nächster Verwandter *Suevosciurus* sind fast nur in Spaltenfüllungen beobachtet worden. Fledermaus-Reste, im Tertiär sonst selten, sind im Oligocän des Quercy und im Miocän von Wintershof-West in Menge enthalten. Unter den Insektenfressern bieten die sonst so vereinzelten kleinen Dimylidae in der Spalte von Wintershof-West einen Sonderfall mit zwei reichlich vertretenen Arten je einer Gattung; ferner sind die Soricidae hier weit reicher als anderswo überliefert. Den altberühmten kleinen und mittelgroßen Carnivoren aus den Phosphoriten des Quercy mit zahlreichen Gattungen und Arten, aus La Grive Saint-Alban mit 35 Arten schließen sich die 30 Arten von Wintershof-West an, darunter die beiden dachsähnlichen *Broiliana* und *Stromeriella* und der Stinktier-Verwandte *Miomephitis,* bisher nur von da. Seltenheiten haben sich besonders in Spalten finden lassen: Schuppentiere *(Teutomanis)* im Oligocän von Quercy, Gaimersheim und Gunzenheim (Sammlung München), im Miocän von Solnhofen, Wintershof-West und -Ost (Sammlung München). Auch Eidechsen- und Kleinvögel-Knochen kommen in der Spalte von Wintershof-West reichlich vor. Salamander-Reste aus Spaltenfüllungen, und zwar wieder aus dem Mittel-Oligocän von Ehingen, Ober-Oligocän von Gaimersheim und aus dem Mittel-Miocän von Wintershof-West, Wintershof-Ost und Schnaitheim haben mit 9 Gattungen und 13 Arten (Herre, Lunau) zugleich paläogeographische Beziehungen erkennen lassen. Ganz bedeutende Kenntnis verdanken wir den Primaten aus Spaltenfüllungen: Paläocän von Walbeck, Eocän der Schweizer Bohnerze, Oligocän von Quercy, Miocän von Neudorf an der March, Unterpliocän von Salmendingen und Melchingen, Alt-Pleistocän von Südafrika (vgl. Heller 1954). Daß auch die in anderen Ablagerungen reichlichen Gruppen, wie Huftiere, in den Spaltenfüllungen Sonderformen liefern, zeigen die gattungs- und artenreichen eocänen Perisso- und Artiodactyla in den Schweizer Bohnerzen ebenso wie die besonders mannigfaltigen Artiodactyla in den Phosphoriten des Quercy an.

Allein aus der hohen Zahl von Resten derselben Art leitet sich die Wahrscheinlichkeit ab, daß neben normalen Formen auch Abweichungen davon, nämlich mißgebildete, krankhafte und verletzte bzw. wiedergeheilte auftreten. Unter den Materialien von Gaimersheim und Wintershof-West sind solche zu beobachten, ebenso wie in dem riesigen Fundgut von Rancho La Brea (Stock 1949, S. 25, 38). Ihr Zahlenverhältnis zu normalen und gesunden Stücken ist aber so gering, daß keinesfalls auf eine besondere Anfälligkeit, Degeneration und Aussterbe-Drohung geschlossen werden kann, wie es nach Abel (1931) bei den pleistocänen Höhlenbären von Mixnitz der Fall sein könnte.

Landlebewesen herrschen bei weitem vor. Auch extreme Landtiere, wie die Savannen-, vielleicht beginnenden Steppenbewohner *Palaeotherium* und die baumbewohnenden Schlafmäuse, Eichhörnchen und Marder. Bachmayer (1953,

S. 25—30) hat auf das Auftreten von Tausendfüßlern aus der altpleistocänen Spalte von Hundsheim hingewiesen; Diplopoden-Reste fanden sich auch in den oberoligocänen Spalten von Gunzenheim (Dehm 1935, S. 47) und Gaimersheim (Sammlung München) und in der mittelmiocänen Spalte von Wintershof-West (Sammlung München). Landschnecken sind in verhältnismäßig wenigen Spaltenfüllungen nachgewiesen worden, so in den liassischen Füllungen von Somerset, im Eocän von Bachhagel, in Quercy-Phosphoriten, im Unter-Oligocän von Arnegg, Mähringen, vom Oerlinger Tal und Unteren Eselsberg bei Ulm, von Stubersheim, Rammingen, von drei Stellen am Südrand des Nördlinger Rieses, ferner im Ober-Oligocän von Gunzenheim und Gaimersheim, aus dem Unter-Miocän von Tomerdingen und — nur in einem einzigen Stück — aus dem Mittel-Miocän von Wintershof-West. Landpflanzen-Reste sind naturgemäß in Spalten nur unter besonderen Voraussetzungen erhalten geblieben; Zapfe (S. 7) stellt die bisherigen Funde der verkalkten und damit erhaltungsfähigen Samen des Zürgelbaumes *Celtis* von vier tertiären und sieben pleistocänen Vorkommen zusammen. Zu dieser Liste gesellen sich das Ober-Oligocän von Gaimersheim (Sammlung München), pleistocäne Spaltenfüllungen bei Nikolsburg in Mähren (Lozek 1957, S. 287 bis 288) und bei Nördlingen (Sammlung München) und pleistocäne Höhlenfunde bei Gößweinstein (Brunner 1957, S. 394).

Wassertiere sind nur in seltenen Fällen nachgewiesen, und zwar als verschleppte Beutestücke; Krokodilreste von Frohnstetten, ein einzelner Krokodilzahn von Wintershof-West u. a. Lediglich die mittelmiocäne Spaltenfüllung von Appertshofen nördlich Ingolstadt (S. 37) enthält reichlichere Reste von Krokodilen, Flußschildkröten und Fischen. Süßwasserschnecken gesellen sich nur in wenigen Spaltenfaunen zu den Landschnecken, im Lias von Somerset mit vier Arten und *Chara*-Oogonien, im Eocän von Bachhagel mit fünf Arten, im Unteren Oligocän vom Karlshof bei Nördlingen mit nur einer Art. Andres (1951, S. 18 bis 21) schließt bei der oberoligocänen Spalte von Gaimersheim aus einem gewissen Gehalt an Pyrit im Spaltensediment auf Entstehung in einem Süßwasserbecken; diese Folgerung scheint mir angesichts des völligen Fehlens von Süßwassermollusken — bei reichlich vorhandenen Landschnecken — kaum ausreichend begründet; auch andere Organismen, die eine Entstehung im Wasser anzeigen könnten, wie *Chara*-Oogonien, Fische usw., fehlen in der sonst so reichen Gaimersheimer Fauna.

Der hohen Zahl von Fundstücken entspricht natürlich eine hohe Individuenzahl. Mehrere zehntausend Palaeotherien werden für Frohnstetten ausgerechnet, Tausende von Individuen der Carnivoren, Rodentier und Ungulaten haben zu den Spalten-Lagerstätten der Schweiz und Frankreichs beigetragen, ebenso Creodontier und Primaten zur paläocänen Schatzkammer von Walbeck. Während die älteren Funde ungezählt in die privaten und öffentlichen Sammlungen zerstreut worden sind, können für die späteren Zahlen angegeben werden.

Dazu einige Beispiele:

Arctocyonoides	Paläocän von Walbeck	3282	Molaren (Weigelt 1942, 1960)
Pseudosciurus	Unt. Oligocän vom Unt. Eselsberg bei Ulm	154	Unterkiefer (Dehm 1937 b)
Sciurus	Mitt. Miocän von Wintershof-West	2138	Kiefer, Zähne (Dehm 1950 c)

Muscardinidae	Mitt. Miocän von Wintershof-West	2601	Kiefer, Zähne (DEHM 1950 c)
Eomys	Mitt. Miocän von Wintershof-West	1428	„ „ „

Da sich die Spalten aller Wahrscheinlichkeit in ganz kurzer Zeit gefüllt haben, können die einzelnen Arten ihrer Faunen als einheitliche Populationen betrachtet werden; die Zeit- und Generationenfolge kann also bis zu einem gewissen Grade vernachlässigt werden. Damit können die Individuen einer Art oder Artengruppe statistischen Methoden unterworfen werden, als seien sie Bestandteile einer einheitlichen, gleichaltrigen Population. Innerhalb einer solchen Kollektion zahlreicher Individuen von ähnlicher, aber nicht übereinstimmender Größe und sonstiger Eigenschaften gilt es die Unterschiede zu bewerten.

Am klarsten sind natürlich jene Fälle, wo die Unterschiede so stark hervortreten, daß die Individuen auf mehrere Arten aufgeteilt werden können. Bei den Palaeotherien aus der Spalte von Frohnstetten konnte STEHLIN (1938) die charakteristischen Fußknochen und Gebißreste entsprechend ihrer relativen Häufigkeit den einzelnen Arten zuordnen. Bei den Carnivoren *Amphicyon* und *Plesictis* und den Rodentiern *Sciurus* und *Dryomys* aus der Spalte von Wintershof-West ermöglichte die große Anzahl der Belegstücke eine gute Trennung nach den Arten, ähnlich wie bei dem Rodentier *Sciuroides* aus den Quercy-Phosphoriten von Frankreich.

Wo aber die Unterschiede weniger ins Gewicht fallen, dort muß ihre Bewertung sehr viel mehr Möglichkeiten abwägen. Gehen wir von einer rezenten Population aus, so erklären sich die Unterschiede zwischen den einzelnen Individuen

erstens aus dem individuellen Lebensablauf

a) als Alterserscheinungen (juvenil — adult — senil) und

b) als erbfreie (umweltbedingte o. ä.) Varianten (Modifikationen wie normal kräftig, unterernährt, erkrankt u. ä.);

zweitens aus der normalen, erblich gebundenen Gliederung einer Population

c) in männliche und weibliche Tiere,

d) in erbfeste, untereinander mendelnde Varianten (bei ruhiger, fast unmerklicher Weiterentwicklung),

e) in Anomalien (zum Teil);

drittens aus plötzlichen Erbänderungen

f) als Mutanten in Einzelfällen (hierher vielleicht manche Anomalie),

g) als „supraspezifische Variation" SIMPSON's bei gehäuftem Auftreten, vergleichbar den rezenten Pflanzengattungen *Rosa, Rubus, Hieracium, Carex* u. a.

Gerade die individuenreichen Spaltenfaunen lassen sich unter diesen Gesichtspunkten, wie es scheint, mit gutem Erfolg betrachten:

Zu a): Die Frage nach dem Verhältnis vom Milchgebiß des juvenilen Säugers zum Dauergebiß des adulten spielt für die stammesgeschichtliche Bewertung eine wichtige Rolle, da im Milchgebiß primitivere Züge bewahrt werden; am Material der Carnivoren von Wintershof-West hat sich für eine Reihe von Arten das

Milchgebiß dem Dauergebiß der betreffenden Art zuordnen lassen, teils auf Grund von Kiefern, welche neben den Milchzähnen bereits die Dauerzähne angelegt enthielten, teils auf Grund statistischer Erwägungen im Zusammenhang mit der Beurteilung von Reliefdetails (Dehm 1950 d, S. 15—16).

Zu b): Da die hauptsächlichen Untersuchungsobjekte bei tertiären Spaltenfüllungen die Säugergebißreste darstellen, ergeben sich nur wenig Beziehungen zu umweltbedingten Faktoren; denn das Gebiß mit den Maßen und Formen der Zähne wird bereits in früher Jugend fertig angelegt; die späteren Veränderungen mit der Lebensweise beschränken sich fast ganz auf die Art und den Grad der Abnützung.

Zu c): Wo eine Häufigkeitskurve innerhalb einer Art zwei eng beisammen liegende Gipfel aufweist, liegt es nahe, hierin eine Aufteilung in stärkere männliche und schwächere weibliche Tiere zu sehen. An der Art *Palaeogale hyaenoides* Dehm aus der burdigalen Spaltenfüllung von Wintershof-West hat dies durchgeführt werden können (1950 d, S. 73—74). Dabei wird man zu berücksichtigen haben, ob auch sonst bei der betreffenden Säugerordnung ein Größenunterschied der Geschlechter die Regel ist. Ist ein solcher nicht bekannt, dann wird man die etwaige Zweigipfeligkeit der Häufigkeitskurve auf andere Faktoren beziehen müssen, wie es z. B. bei *Melissiodon dominans* Dehm (Hrubesch 1957 a, S. 49 bis 51) versucht wird.

Zu d): Die normale Variation der meisten Arten aus Spaltenfüllungen äußert sich in regelmäßigen, geschlossenen Verteilungsbildern mit normaler Streuung gegen die Extreme hin; gute Beispiele sind *Melissiodon dominans Dryomys gregarius, Sciurus fissurae* von Wintershof-West (Dehm 1950 c, S. 372, 374, 338); ebenso *Paracricetodon dehmi* Hrubesch von Bernloch (Hrubesch 1957 b, S. 258) und *Melissiodon chatticum* Hr. Freudenberg von Gaimersheim (Hrubesch 1957 a, S. 54). Einzelne Fälle entziehen sich aber einer ganz einfachen Erklärung. An den zahlreichen oberen Gebißresten von *Eomys lophidens* Dehm (1950 c, s. 413) finden sich sowohl bei den Einzelzähnen wie bei den Kiefern Backenzähne mit Mittelgrat und solche ohne ihn, jeweils im Verhältnis 1 : 3; da bereits bei *Eomys* aus dem Chattium Zähne mit und solche ohne Mittelgrat auftreten, dürfte dieser Merkmalsunterschied ohne selektive Bedeutung sein; angesichts des von 1 : 1 abweichenden Verhältnisses kommt die Deutung als Geschlechtsunterschied nicht in Betracht, wäre bei einem Nager in dieser Weise auch ungewöhnlich. Das Zahlenverhältnis 1 : 3 könnte aber auf eine Rezessiv-Dominant-Beziehung eines Merkmals ohne Selektionswert hinweisen. Eine andere, vielleicht weniger zu begründende Deutung wäre darin zu suchen, daß zwei getrennte Formen vorliegen, die sich zwar in den Zahnmerkmalen nur wenig, aber stärker in ihrer Lebensweise unterschieden haben und deswegen drohenden Gefahren durch Raubvögel unterschiedlich ausgesetzt waren, also ökologisch getrennte Formen darstellen, die noch benachbarte Biotope bewohnten; Hrubesch (1957 a, S. 50) denkt u. a. hieran bei der Bewertung der *Melissiodon dominans* — Population aus der Spalte von Schnaitheim, wo das Vorkommen so gedrängt war, daß eine zeitliche Aufteilung der Fauna fast ausgeschlossen erscheint.

Zu e): Wir haben in den Spaltenfaunen besonders auf etwaige Anomalien zu achten versucht, hatten aber nur bei dem Oberkiefer von *Caenomeryx filholi*

(Lydekker) Erfolg, den Berger (1957, S. 53—54) beschreibt; der m^3 einer sonst normalen Backenzahnreihe zeigt, in fast reiner atavistischer Prägung, die von Stehlin postulierte Vorform des Caenotheriiden-Molaren.

Zu f): Der Nachweis echter Mutanten steht noch aus, dürfte aber mit fortschreitender Analyse der Einzelzahnformen bei verschiedenen Säugergruppen zu führen sein; er setzt zwei zeitlich ganz naheliegende Faunen voraus, in deren älterer sich aus einer geschlossenen Population eine Einzelform löst, die dann in der jüngeren Fauna den Mittelpunkt der neuen Population bildet.

Zu g): Das zunächst verwirrend erscheinende Zahn- und Knochenmaterial der Creodontia aus der paläocänen Spaltenfüllung von Walbeck konnte Weigelt (1942, 1960) durch Anwendung statistischer Methoden überschaubar machen; anstelle einer Aufspaltung in einander doch übergreifende Arten treten dabei Begriffe wie „leichter gebaute Rassen“, „plumpere Schläge“, „in ihren Merkmalen so mosaikartig durchwobene Stämme“ (1960, S. 11—14, 49 ff. u. a.) und erlauben, von einer allzu schematischen Arten-Systematik zu einem natürlicheren Bild solcher frühen Säugerformen zu gelangen. Es entrollt sich das Bild der supraspezifischen Variation Simpson's. In der Carnivorenfauna von Wintershof-West zeigt *Pseudaelurus transitorius* Depéret (Dehm 1950 d, S. 124—126) eine zur Aufteilung in mehrere Arten lockende Merkmalsaufspaltung. Auch die Frage, ob intermediäre Formen zwischen zwei Arten als Stammformen einer unmittelbar darauf erfolgenden Verzweigung oder als Kreuzungsprodukte der bereits erfolgten Abspaltung bewertet werden sollen, kann an Spaltenfunden erörtert werden (Dehm 1950 d, S. 136).

Ein hochbedeutsames Untersuchungsmaterial in dieser Richtung hätten die zahlreichen Gattungen und Arten von Säugern aus den Spaltenfüllungen der Phosphorite des Quercy in Frankreich sein können, wenn sie nach Lokalitäten und einzelnen Füllungen streng getrennt gehalten worden wären. So aber ist es schwer, aus den inhaltsreichen Arbeiten von Filhol und Teilhard de Chardin hierüber ein Bild zu gewinnen, da ganz offensichtlich Fundstellen verschiedenen geologischen Alters, anscheinend vom obersten Eocän bis in das Mittel-Oligocän oder sogar in das tiefste Ober-Oligocän, nicht auseinander gehalten, sondern als vermeintlich gleichaltrig und einheitlich miteinander vermengt worden sind.

Im ganzen gesehen bleiben die Fälle von Säugerformen in rascher, kaum überschaubarer und schwer zu erfassender Umbildung vereinzelt. Unterscheidet man zu einer solchen Bewertung einer Fauna zwischen fest umgrenzten, nur geringe Variations-Spielräume umfassenden, gewissermaßen „erstarrten“ Arten und solchen, die schwer umreißbar sind und mit ihrer weiten Variation zur Aufteilung in mehrere Arten, Unterarten o. ä. anregen, also offenbar zur Umbildung befähigt sind, dann steht bei den untersuchten Faunen die Zahl der umbildungsfähigen weit hinter der der festumgrenzten Arten zurück.

Schriftenverzeichnis

ABEL, O. & KYRLE, G., 1931: Die Drachenhöhle bei Mixnitz. — Speläologische Monographien 7—8, 1—953. Wien.

ANDRES, G., 1951: Die Landschaftsentwicklung der südlichen Frankenalb im Gebiet Hofstetten-Gaimersheim-Wettstetten nördlich von Ingolstadt. — Geol. Bavar. 7, 1—57, München.

BACHMAYER, F., 1953: Die Myriopodenreste aus der altplistozänen Spaltenfüllung von Hundsheim bei Deutsch-Altenburg (Niederösterreich). — Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss. Mathem.-naturw. Kl. Abt. I, **162**, 25—30. Wien.

BERGER, F.-E., 1959: Untersuchungen an Schädel- und Gebißresten von Cainotheriidae besonders aus den oberoligocänen Spaltenfüllungen von Gaimersheim bei Ingolstadt. — Palaeontogr. **112** A, 1—58. Stuttgart.

BRUNNER, G., 1933: Eine präglaciale Fauna aus dem Windloch bei Sackdilling (Oberpfalz). — N. Jb. Min. usw. Beil.-Bd. **71** B, 303—328. Stuttgart.

BRUNNER, G., 1957: Die Breitenberghöhle bei Gößweinstein. — N. Jb. Geol. Pal. Monatsh. 1957, 352—378, 385—403. Stuttgart 1957.

DEHM, R., 1935: Über tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. — Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturw. Abt. N. F. **29**, 1—86. München.

DEHM, R., 1937 a: Neue tertiäre Spaltenfüllungen im südlichen Fränkischen Jura. — Centralbl. Min. usw. 1937 B, 349—369. Stuttgart.

DEHM, R., 1937 b: Über die alttertiäre Nagerfamilie Pseudosciuridae und ihre Entwicklung. — N. Jb. Min. usw. Beil.-Bd. **77** B, 268—290. Stuttgart.

DEHM, R., 1939: Über neue tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. — Zentralbl. Min. 1939 B, 113—124. Stuttgart.

DEHM, R., 1950 a: Eine kleine Palaeotherium-Fauna am Ostrand des Nördlinger Rieses. — N. Jb. Geol. Pal. Monatsh. 1950, 253—256. Stuttgart.

DEHM, R., 1950 b: Zur Eocän-Oligocän-Grenze. — Ebenda. 193—200.

DEHM, R., 1950 c: Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. — N. Jb. Min. Abh. **91** B, 321—428. Stuttgart.

DEHM, R., 1950 d: Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. — Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. N. F. **58**, 1—141. München.

DEHM, R., 1952: Spaltenfüllungen als Lagerstätten fossiler Landwirbeltiere. — Z. Deutsch. Geol. Ges. **103** (1951), 101—102. Hannover.

DEHM, R., 1961: Über neue tertiäre Spaltenfüllungen des süddeutschen Jura- und Muschelkalk-Gebietes. — Diese Zeitschr., 27—56. München.

DIETRICH, W. O., 1929: Über die Nager aus den Spaltenablagerungen der Umgebung Ulms. — N. Jb. Min. Beil.-Bd. **62** B, 121—150. Stuttgart.

FREUDENBERG, H., 1941: Die oberoligocänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt und ihre Verwandten. — Palaeontogr. **92** A, 99—164. Stuttgart.

GEZE, B., 1938: Contribution à la connaissance des Phosphorites de Quercy. — Bull. Soc. géol. France (5) **8**, 123—146. Paris.

GÜMBEL, C. W. v., 1891: Geognostische Beschreibung der Fränkischen Alb (Frankenjura) mit dem anstoßenden fränkischen Keupergebiete. — 1—763. Kassel.

HELLER, F., 1953: Die Karsterscheinungen in ihrer Bedeutung für die Stammesgeschichte der Säugetiere und des Menschen. — Sb. Phys.-med. Sozietät Erlangen. **76**, 16—78. Erlangen. (Mit Literatur.)

HERRE, W., 1949: Neue Tatsachen zur Stammesgeschichte der Schwanzlurche. — Zool. Jb. (Systematik) **78**, 217—322. Jena.

HERRE, W. & H. LUNAU, 1950: Neue fossile Schwanzlurche aus dem Burdigalium. — N. Jb. Geol. Pal. Monatsh. 1950, 247—252. Stuttgart.

HRUBESCH, K., 1957 a: Zahnstudien an tertiären Rodentia als Beitrag zu deren Stammesgeschichte. Über die Evolution der Melissiodontidae, eine Revision der Gattung Melissiodon. — Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. N. F. **83**, 1—101. München.

Kiderlen, H., 1931: Beiträge zur Stratigraphie und Paläogeographie des süddeutschen Tertiärs. — N. Jb. Min. usw. Beil.-Bd. 66 B, 215—384. Stuttgart.

Lozek, V., 1957: Jak vypadaly Pavlovské vrchy v Interglaciálu. Das Landschaftsbild der Pavlovské vrchy (Pollauer Berge) im Interglazial. — Ochrana Prírody. 12, 285—288. Praha.

Lunau, H., 1950: Ein neuer fossiler Wassermolch der Gattung Triturus aus dem Miocän Süddeutschlands. — Verh. Deutsch. Zool. Mainz 1949, 67—70. Leipzig.

Schertz, E., 1939: Bemerkungen zu den Lophiodon-Resten von Heidenheim am Hahnenkamm (Vortragsnotiz). — Jh. Mitt. oberrhein. geol. Ver. 28, S. XII. Stuttgart.

Schlosser, M., 1902: Beiträge zur Kenntniss der Säugethierreste aus den süddeutschen Bohnerzen. — Geol. u. Paläont. Abh. 5, 1—144. Jena.

Schlosser, M., 1916: Neue Funde fossiler Säugetiere in der Eichstätter Gegend. — Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-phys. Kl. 28, 1—78. München.

Schlosser, M., 1923: 5. Klasse: Mammalia. Säugetiere. In: Zittel-Broili-Schlosser, Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). II. Abt. Vertebrata. 402—689. 4. Aufl. — München.

Seemann, R. & F. Berckhemer, 1930: Eine Spaltenfüllung mit reicher aquitaner Wirbeltierfauna im Massenkalk des Weißen Jura bei Tomerdingen (Ulmer Alb). — Palaeont. Z. 12, 14—25. Berlin.

Stehlin, H. G., 1938: Zur Charakteristik einiger Palaeotherium-Arten des oberen Ludien. — Eclogae geol. Helv. 31, 263—292. Basel.

Stock, Ch., 1949: Rancho La Brea. A Record of Pleistocene Life in California. — Los Angeles County Museum. 1—81. Los Angeles.

Viret, J., 1951: Catalogue critique de la faune des Mammifères Miocènes de la Grive Saint-Alban (Isère). — Nouv. Arch. Mus. Hist. Natur. Lyon 3, 1—104. Lyon.

Wehrli, H., 1938: Anchitherium aurelianense Cuv. von Steinheim a. Albuch und seine Stellung im Rahmen der anchitherienen Pferde. — Palaeontogr. Suppl. Bd. VIII, Teil VII, 1—56. Stuttgart.

Weigelt, J., 1942: Die alttertiären Säugetiere Mitteldeutschlands nach den Hallenser Grabungen im Geiseltal und bei Walbeck. — Preuß. Akad. Wiss. Vortr. u. Schrift. 12, 1—48. Berlin.

Weigelt, J., 1960: Paläozäne Säugetiere Deutschlands. Die Arctocyoniden von Walbeck. Herausgegeben von W. O. Dietrich. — Freiberg. Forschungsh. C 77, 1—241. Berlin.

Weiger, K., 1908: Beiträge zur Kenntnis der Spaltenfüllungen im Weißen Jura auf der Tübinger, Uracher und Kirchheimer Alb. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg. 64, 187—248. Stuttgart.

Zapfe, H., 1954: Beiträge zur Erklärung der Entstehung von Knochenlagerstätten in Karstspalten und Höhlen. — Beih. z. Z. Geologie. 12, 1—60. Berlin. (Mit Literatur.)

Zapfe, H., 1957: Die Entstehung fossilreicher knochenführender Ablagerungen in Höhlen und Karstspalten. Mitt. Anthrop. Ges. Wien 87, 98—101. Wien.